À PROPOS DU GENRE *PARALEPIDOSTEUS* (GINGLYMODI, LEPISOSTEIDAE) DU CRÉTACÉ GONDWANIEN

par

Mireille GAYET (1) & François J. MEUNIER (2)

RÉSUMÉ. – Les auteurs justifient le maintien du genre †*Paralepidosteus* pour l'espèce †*P. africanus* du Santonien du Damergou au Niger. Ils proposent de rapporter à ce genre, mais cependant avec quelque doute (?†*Paralepidosteus* sp.) et en justifiant leur position, des spécimens du Maastrichtien de Bolivie, du Brésil et d'Inde ainsi que l'espèce †*P. praecursor* de l'Albien du Congo.

ABSTRACT. – About the genus †*Paralepidosteus* (Ginglymodi, Lepisosteidae) from the Albian of Niger and Congo.

The authors justify the statement of †*Paralepidosteus* for the species †*P. africanus* from the Santonian of Damergou, Niger. They report with doubt to this genus (?†*Paralepidosteus* sp.) some specimens from the Maastrichtian of Bolivia, Brazil and India, and the species †*P. praecursor* from the Albian of Congo. They justify this statement.

Key words. – Ginglymodi - Lepisosteidae - †*Paralepidosteus* - Africa - South America - India - Cretaceous.

En 1943, Arambourg et Joleaud décrivaient des restes de Lepisosteidae (des vertèbres et un dentaire), en provenance du Sénonien du Damergou (Niger), qu'ils rapportaient à un nouveau genre †*Paralepidosteus* (†*P. africanus*). Casier (1961) créait l'espèce †*P. praecursor* pour des vertèbres de l'Albien de la région de Molimba (Congo) ; l'auteur rapportait à ce genre, avec doute, des écailles et des dents trouvées à Samba, localité légèrement plus au Sud que le gisement précédent. Wenz (*in* Broin *et al.*, 1974) signalait la présence d'écailles lépisostéoïdes proches de celles du genre †*Paralepidosteus* dans le Coniacien-Santonien (Moody et Sutcliffe, 1991) d'In Beceten au Niger. En 1976, Wiley, rapportait tous ces restes fossiles (Damergou et Molimba, In Beceten n'étant pas pris en compte) au genre actuel *Atractosteus* (†*A. africanus*) et considérait que le "dentaire" décrit par Arambourg et Joleaud (1943) était en fait un infraorbitaire. En 1996, Cavin *et al.* signalaient †*Atractosteus africanus* dans le Campanien du Sud de la France.

Gayet et Meunier (1986) ont proposé une méthode de reconnaissance des taxons sur la base du patron (taille et densité) des minuscules tubercules ornant la surface supérieure de la ganoïne recouvrant les écailles. Ces tubercules, observés au microscope électronique à balayage, présentent un patron différent selon les groupes (Lépisostéiformes, Polyptériformes, †Sémionotiformes) et, au sein de ces groupes (étudiés chez les deux premiers seulement), selon les genres, voire les espèces. Sur la base de ce travail, Gayet (1987) et Gayet et Meunier

---

(1) UMR 2158 CNRS, UFR Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I, 27 bd. du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, FRANCE. [gayet@univ-lyon1.fr]

(2) FR CNRS 1451, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 75231 Paris cedex 05 et UMR 8570 CNRS, Univ. D. Diderot, 75251 Paris cedex 05, FRANCE. [meunier@mnhn.fr]

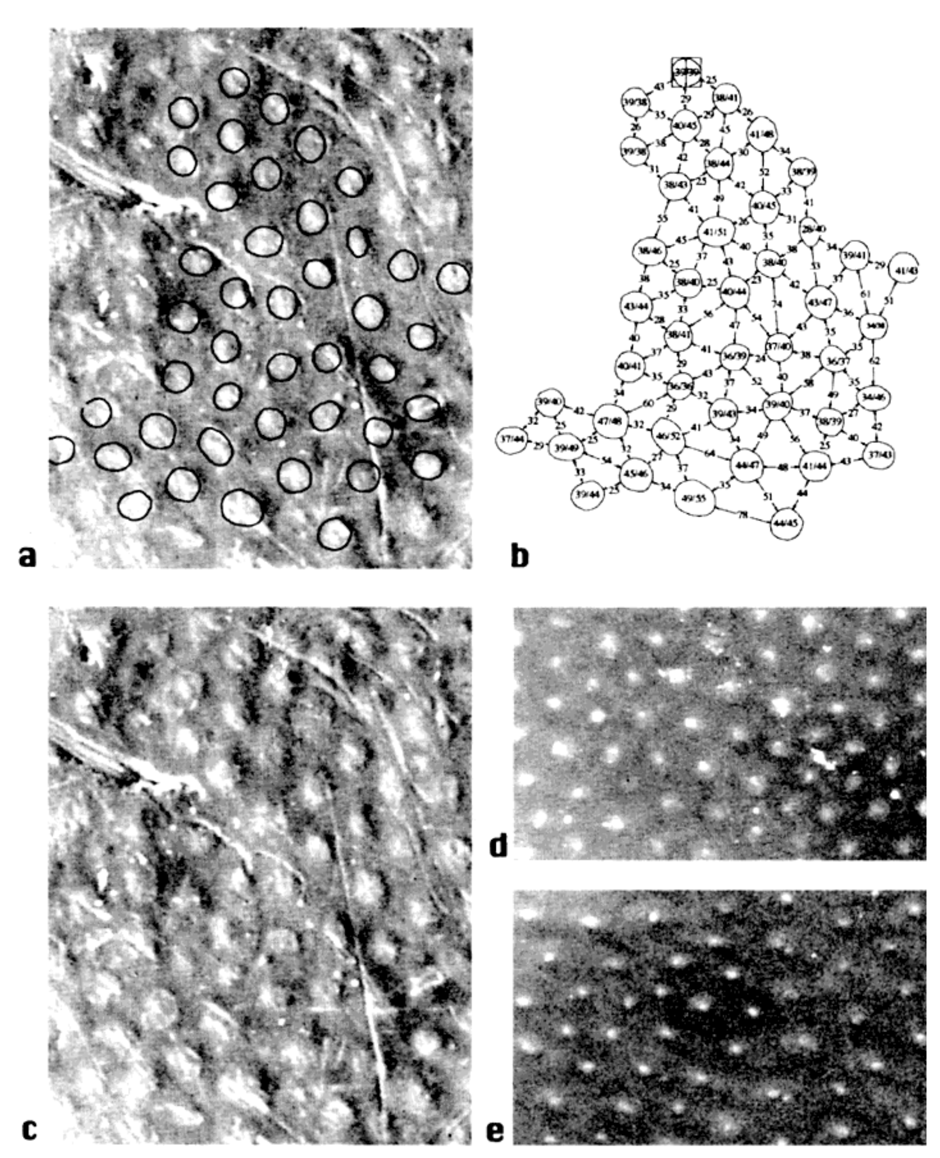


Fig. 1. a : Tracé des tubercules sur une micrographie d'une écaille de ?*Paralepidosteus* sp. ; **b** : Mesures des tubercules (43 mesures) et des distances entre tubercules (101 mesures) chez ?*Paralepidosteus* sp. **c-e** : Vues au microscope électronique à balayage de la surface de la ganoïne d'écailles de : **c** : ?*Paralepidosteus* sp. (Acre, Brésil); **d** : *Lepisosteus platyrhinchus* (actuel) ; **e** : *Polypterus delhezi* (actuel). [***a***: *Drawing of the tubercles on a SEM photo of ?*Paralepidosteus *sp.;* ***b****: Measurement of the tubercles (43 measurements) and of the distances between them (101 measurements).* ***c-e****: SEM views of the ganoin surface of the scales.* ***c****: ?*Paralepidosteus *sp. (Acre, Brazil);* ***d****:* Lepisosteus platyrhinchus *(Recent);* ***e****:* Polypterus delhezi *(Recent) (x 700).]*

(1993), étudiant les écailles de †*P. praecursor*, réhabilitaient le genre †*Paralepidosteus* et ses

deux espèces (†*P. africanus* et †*P. praecursor*). Des écailles en provenance du Crétacé/Tertiaire du Dekkan (Inde) avaient alors été rapportées à ce genre (Gayet et Meunier, 1993) ainsi que certaines écailles provenant du Maastrichtien de Bolivie (Gayet et Meunier, 1998).

Le matériel et l'holotype de †*Paralepidosteus* (†*P. africanus*) ne comprenant pas d'écailles, rien ne permet d'affirmer, d'après l'étude de celles de †*P. praecursor*, que les restes fossiles nigériens appartiennent au même genre que la forme congolaise. Il était donc nécessaire de clarifier ce problème de systématique, ce qui est le but de ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'observation et l'étude de la surface externe de la ganoïne des écailles ont été faites au microscope électronique à balayage selon la méthode de Gayet et Meunier (1986). Les caractéristiques morphométriques des tubercules sont mesurées sur des micrographies toutes prises au même grandissement (Fig. 1a, 1b) selon la méthode suivante : tracés des limites des tubercules et des distances entre eux sur la photo scannée ; mesures des diamètres des cercles et des distances entre eux par le logiciel "Canvas". Les délimitations des tubercules sont refaites plusieurs fois à quelques jours d'intervalle sur une même photo et sur des photos différentes prises sur le même échantillon.

L'étude histologique a été faite à partir de lames minces effectuées sur le matériel fossile après inclusion dans une résine polymérisable (Stratyl).

Les taxons étudiés sont les suivants :

Lepisosteidae. – †*Obaichthys decoratus* and †*O.*? *laevis*, Albien, Formation Santana, Chapada do Araripe, Brésil ; †*Paralepidosteus* sp., ?Albian, Congo ; Maastrichtien, Gitti Khadan, Inde ; Maastrichtien, Hotel Cordillera, Bassin d'Agua Clara, Bolivie ; †?*Paralepidosteus praecursor*, Albien, Congo ; †?*Paralepidosteus africanus*, Sénonien, Damergou, Niger ; †*Lepisosteus cominatoi* - Maastrichtien, Formation Adamantina, Bassin Baurú, Brésil ; †*Lepisosteus indicus,* Maastrichtien, Formation Lameta, Inde ; †*Lepisosteus* sp., Campanien terminal-Maastrichtien basal d'Agua Clara, Bolivie et Coniacien-Santonien d'In Beceten, Niger ; †*Lepisosteus cuneatus,* Éocène, Formation Green River, USA ; †*Atractosteus strausi* , Éocène "Oil Shales" de Messel, Allemagne ; toutes les espèces actuelles de *Lepisosteus* et d'*Atractosteus,* Amérique du Nord.

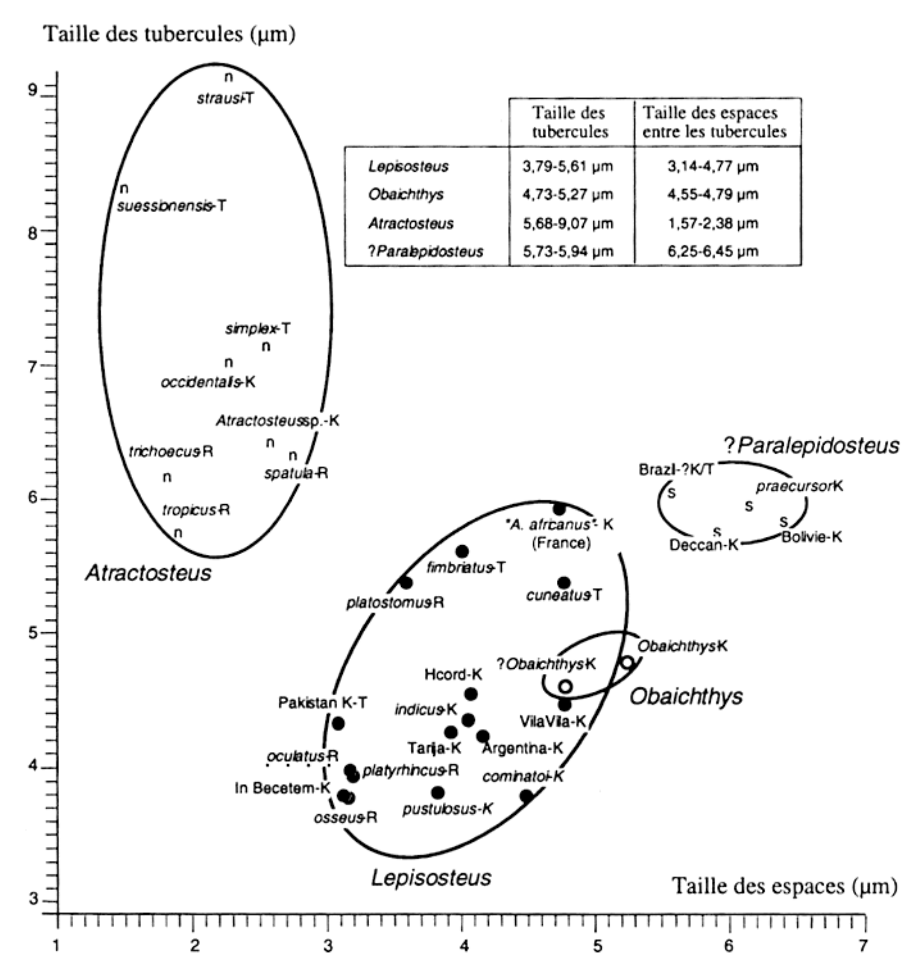
†**Semionotidae**. – †*Lepidotes* sp., Trias/Jurasique supérieur, Formation Castellón, Charagua, Bolivie ; †*Lepidotes mantelli,* Crétacé inférieur, Angleterre.

Palaeonisciformes. – †*Aeduella* sp., Autun, France ; †Paramblypteridae indét., France.

Polypteriformes. – †*Dagetella sudamericana* et †*Latinopollia suarezi*, Paléocène, Bolivie ; toutes les espèces actuelles, Afrique.

RÉSULTATS – DISCUSSION

L'analyse du diamètre et de la densité des tubercules présents à la surface de la couche de ganoïne des écailles des Lepisosteidae (Fig. 1d), a d'abord été faite sur les formes actuelles (Gayet et Meunier, 1986 ; 1993). Toutes les espèces des deux genres *Lepisosteus* et *Atractosteus*, des mâles et des femelles, des jeunes et des adultes ainsi que des écailles régénérées (*Lepisosteus* seulement), ont été étudiées. Les deux genres actuels se séparent nettement (Fig. 2). Les tubercules présentent chez *Atractosteus* des diamètres supérieurs (5,68 à



	Taille des tubercules	Taille des espaces entre les tubercules
Lepisosteus	3,79-5,61 µm	3,14-4,77 µm
Obaichthys	4,73-5,27 µm	4,55-4,79 µm
Atractosteus	5,68-9,07 µm	1,57-2,38 µm
?Paralepidosteus	5,73-5,94 µm	6,25-6,45 µm

Fig. 2. — Mesures des espaces intertuberculaires et des diamètres des tubercules de la ganoïne des écailles de Lépisostéiformes fossiles et actuels (K = Crétacé; T = Tertiaire; R = Recent; Hcord = Hotel Cordillera). *[Measurements of intertubercular distance and size of the scale tubercles in the fossil and Recent Lepisosteiformes (K = Cretaceous; T = Tertiary; R = Recent; Hcord = Hotel Cordillera).]*

6,25 µm) à ceux de *Lepisosteus* (3,79 à 5,38 µm) alors que les espaces intertuberculaires, non inversement proportionnels à la taille des tubercules, sont plus petits chez le premier genre (1,89 à 2,82 µm) que chez le second (3,14 à 3,59 µm). L'étude des Lepisosteidae fossiles spécifiquement définis (formes sub-complètes comprenant généralement tout ou partie de la tête) change légèrement les limites de ces mesures mais ces taxons se placent sans ambiguïté dans l'un ou l'autre genre (Fig. 2). Les limites diamètre/espace sont 5,68-9,07 µm/1,89-2,82 µm chez *Atractosteus* et 3,79-5,61 µm/3,14-4,75 µm chez *Lepisosteus* (Gayet et Meunier, 1993). Les écailles d'†*Obaichthys* de l'Albien du Brésil, genre considéré comme le groupe-frère des deux genres actuels (Wenz et Brito, 1992 ; 1996) offrent un patron tuberculaire qui est propre à ce genre, soit 4,73-5,27 µm pour les diamètres des tubercules et 4,55-4,79 µm pour les espaces (Brito *et al.*, 2000) mais cependant très proche de celui du genre *Lepisosteus* (Fig. 2). Le patron tuberculaire des écailles d'†*Atractosteus africanus* du Campanien du Sud

de la France (Cavin *et al.*, 1996) montre que ce fossile est un *Lepisosteus* ou un genre nouveau. En effet, les mesures diamètres/espaces, très éloignées de celles d'*Atractosteus*, agrandissent légèrement le spectre de celles de *Lepisosteus* (4,72-5,85 µm).

Notons que les écailles des polyptériformes (Cladistia) tant actuels que fossiles ont un patron tuberculaire totalement différent avec des mesures allant de 2,19 à 3,03 µm pour les diamètres des tubercules et de 5,76 à 8,54 µm pour les espaces (Fig. 1e ; voir aussi Gayet et Meunier, 1993 ; Daget *et al.*, 2001). Les †Semionotidae, quant à eux, présentent un patron nettement plus irrégulier que celui des lépisostéiformes et des polyptériformes (Gayet et Meunier, 1993 ; Daget *et al.*, 2001) ce qui les différencie.

En 1976, Wiley met †*Paralepidosteus* en synonymie avec *Atractosteus*. Cependant, aucun des caractères diagnostiques d'*Atractosteus*, tels que définis par cet auteur, n'est observable chez le fossile nigérien qui, de plus, « ...differs from all other *Atractosteus* in the bony ridge pattern of the one preserved infraorbital... » (p. 73). Wiley (1976) note également que les vertèbres de †*P. africanus* sont plus grandes que celles de tous les *Atractosteus*. Dans ces conditions, il n'y a aucune raison d'attribuer ce fossile au genre *Atractosteus* et le maintien du genre †*Paralepidosteus* est justifié, au moins pour l'espèce †*africanus*.

Les écailles de †*Paralepidosteus praecursor* ont un patron tuberculaire régulier comme tous les Lepisosteidae, mais les mesures diffèrent notablement avec 5,94 µm pour le diamètre moyen des tubercules et 6,00 µm pour les espaces (Fig. 1c, 2), c'est-à-dire n'entrant pas dans les limites des mesures ni d'†*Obaichthys*, ni de *Lepisosteus*, ni d'*Atractosteus*. L'espèce †*praecursor* du Congo appartient donc, soit au genre †*Paralepidosteus*, aux écailles inconnues, soit à un genre nouveau.

Par ailleurs, l'étude du matériel du Crétacé/Tertiaire du sous-continent indien a permis de confirmer l'appartenance des écailles en provenance du Pakistan (Gayet, 1987) au genre *Lepisosteus* (diamètre : 4,32 µm/espace : 3,07 µm), alors que celles en provenance du Maastrichtien Dekkan (Inde) avaient un patron tuberculaire similaire à celui de †*P. praecursor* (5,73/6,00 µm). Certaines écailles provenant du Maastrichtien d'Hotel Cordillera (Bassin d'Agua Clara) en Bolivie ont pu être mesurées (5,87/6,45 µm) et doivent incontestablement être rattachées à ce même genre indien et congolais. D'autres écailles boliviennes appartiennent au genre *Lepisosteus* (Tarija : 4,27/3,91 µm ; Vila Vila : 4,48/4,87 µm ; Hotel Cordillera : 4,55/4,07 µm). Dans le Maastrichtien de Bolivie, les écailles ganoïdes non-*Lepisosteus* (et non-polyptériformes) sont associées à des vertèbres qui peuvent être de très grande taille (environ 5 cm) comme celle du Damergou (Gayet, 1991, fig. 4a). Enfin, une écaille en provenance du Crétacé/Tertiaire de Acre, Brésil (Fig. 1c) donne des mesures similaires (6,06/5,60 µm) autorisant la reconnaissance de ?*Paralepidosteus* sp. dans cette région.

Rappelons, qu'excepté le genre †*Obaichthys* dont les écailles comportent de la dentine (Brito *et al.*, 2000), celles des autres genres, *Lepisosteus*, *Atractosteus* et †*Paralepidosteus* sont de type lépidostéoïde (Goodrich, 1907), c'est-à-dire constituées de ganoïne pluristratifiée recouvrant une plaque basale d'os (Kerr, 1952 ; Schultze, 1966 ; Meunier *et al.*, 1978 ; Thomson et McCune, 1984). Elles sont par ailleurs traversées par des canalicules de Williamson (Sire et Meunier, 1994). Si des différences histologiques intergénériques existent, elles sont trop discrètes pour permettre une distinction de ces genres, contrairement aux caractéristiques tuberculaires de la ganoïne.

CONCLUSION

Il existe donc un taxon identique (sur la base de la morphologie des tubercules de la ganoïne des écailles) dans le Maastrichtien de Bolivie, l'Albien du Congo et le Maastrichtien indien. Le taxon bolivien possède en commun avec †*P. africanus* du Sénonien du Niger la très grande taille de ses vertèbres, mais la comparaison sur la base des écailles ne peut être faite.

Nous sommes donc devant l'alternative suivante : soit ériger un nouveau genre pour les formes bolivienne, congolaise et indienne (mais en se rappelant que le fossile bolivien possède en commun avec †*Paralepidosteus* une très grande taille de vertèbres), soit rapporter ces trois fossiles au genre †*Paralepidosteus* tout en maintenant un certain doute en raison de l'absence de comparaison du même élément (écailles). C'est cette dernière solution que nous avons choisie afin de ne pas encombrer la littérature scientifique d'un nouveau nom, tout en insistant sur les similitudes entre ces quatre fossiles gondwaniens qui deviennent ainsi : †*Paralepidosteus africanus* (Niger), ?†*P. praecursor* (Congo), ?†*Paralepidosteus* sp. (Bolivie et Inde). La présence d'un même taxon en Gondwana et l'absence du genre *Atractosteus* sur ce même super-continent [l'*Atractosteus* du Maastrichtien d'Argentine (Cione, 1987) serait un *Lepisosteus* (Gayet et Meunier, 1998)], impliquent une paléobiogéographie différente (Gayet, sous presse) de celle qui a été proposée par Wiley (1976) ou Patterson (1981).

RÉFÉRENCES

ARAMBOURG C. & L. JOLEAU, 1943. — Vertébrés fossiles du Bassin du Niger. *Bull. Dir. Mines A.O.F.*, 7: 1-74.

BRITO P., MEUNIER F.J. & M. GAYET, 2000. — The morphology and histology of the scales of the Cretaceous gar *Obaichthys* (Actinopterygii, Lepisosteidae): Phylogenetic implications. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. II, 331: 823-829.

BROIN F. DE, BUFFETAUT E., KOENIGER J.-C., RAGE J.C., RUSSELL D., TAQUET P., VERGNAUD-GRAZZINI C. & S. WENZ, 1974. — La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). *C. R. Acad. Sci., Paris*, D, 279: 469-472.

CASIER E., 1961. — Matériaux pour la faune ichthyologique éocrétacique du Congo. *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, (8) *Sci. Géol.*, 39: 1-96.

CAVIN L., MARTIN M. & X. VALENTIN, 1996. — Découverte d'*Atractosteus africanus* (Actinopterygii, Lepisosteidae) dans le Campanien inférieur de Ventabren (Bouches-du-Rhône, France). Implications paléobiogéographiques. *Rev. Paléobiol.*, 15: 1-7.

CIONE A.L., 1987. — The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina, II. The fishes. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", Paleontol.*, 3: 111-120.

DAGET J., GAYET M., MEUNIER F.J. & J.-Y. SIRE, 2001. — Major discoveries on the dermal skeleton of fossil and Recent polypteriforms: A review. *Fish Fish.*, 2: (sous presse).

GAYET M., 1987. — Affinités paléobiogéographiques des Lepisosteidae crétacés du Brésil et de Bolivie. *In:* Anais X Congr. Brasil. Paleont., Rio de Janeiro, pp. 55-65. Sociedade Brasileiro de Paleontologia.

GAYET M., 1991. — Holostean and teleostean fishes from Bolivia. *In:* Fósiles y Facies de Bolivia I. Vertebrados. (Suárez-Soruco R., ed.), pp. 453-494. *Rev. Téc. Y.P.F.B.*, 12: 359-718.

GAYET M., sous presse. — Paléobiogéographie *vs* biogéographie: questions et réponses ou questions sans réponse ? Quid des poissons ? *Biosystema*, 19.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1986. — Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. II, 303: 1259-1261.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1993. Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur d'Amérique du Sud. *In:* Première Table Ronde, Paléontologie et Stratigraphie en Amérique latine (Gayet M. & P.R. Racheboeuf, eds). *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 125: 169-185.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1998. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: Additions and comments. *In:* Phylogeny and Classification of neotropical Fish (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 85-110. Porto Alegre, Edipucrs.

GOODRICH E.S., 1907. On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 2: 751-774.

KERR T., 1952. The scales of primitive living actinopterygians. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 122: 55-78.

MEUNIER F.J., FRANÇOIS Y. & J. CASTANET, 1978. Étude histologique et microradiographique des écailles de quelques Actinoptérygiens primitifs actuels. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103: 309-318.

MODDY R.T.J. & P.J.C. SUTCLIFFE, 1991. The Cretaceous deposits of the Iullemmeden Basin of Niger, central West Africa. *Cret. Res.:* 137-157.

PATTERSON C., 1981. The development of the North American fish fauna - A problem of historical biogeography. *In:* The Evolving Biosphere (Forey P., ed.), pp. 265-281. Cambridge Univ. Press, New York.

SCHULTZE H.-P., 1966. Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 126: 232-314.

SIRE J.-Y. & F.J. MEUNIER, 1994. The canaliculi of Williamson in Holostean bones (Osteichthyes, Actinopterygii): A structural and ultrastructural study. *Acta Zool.*, 75 (3): 235-247.

THOMSON K.S. & A.R. McCUNE, 1984. Development of the scales in *Lepisosteus* as a model for scale formation in fossil fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 82: 73-86.

WENZ S. & P. BRITO, 1992. Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil). Conséquences sur la phylogénie des Ginglymodi. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. II, 314: 1519-1529.

WENZ S. & P. BRITO, 1996. New data about the lepisosteids and semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): Phylogenetic implications. *In:* Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology (Arratia G. & G. Viohl, eds), pp. 153-165. Verlag Dr. F. Pfeil, München.

WILEY E.O., 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii; Lepisosteidae). *Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, 64: 1-111.

Reçu le 22.03.2001.
Accepté pour publication le 31.05.2001.